

[BotSci] Decisión del editor (aceptación) revista@botanicalsciences.com.mx
<revista@botanicalsciences.com.mx> Sáb 09/07/2022 10:58

[BotSci] Decisión del editor (aceptación) revista@botanicalsciences.com.mx
<revista@botanicalsciences.com.mx> Sáb 09/07/2022 10:58

Para:

- Mayra Andreina Osorio Zambrano <osorio.mayra@javeriana.edu.co>; Loyla Rodriguez Perez <loyla.rodriguez@javeriana.edu.co>;
- Wilson Teran Perez <wteran@javeriana.edu.co>; Rafael Sierra <rafaelsierra@geoambiente.co>

Ref.: Ms. ID- 3118 “Curvas de respuesta fotosintética a la irradiancia: elucidando la capacidad fotosintética de clones de cacao (*Theobroma cacao* L.)”, (autores: Mayra Andreina Osorio Zambrano, Loyla Rodríguez Pérez, Rafael Sierra y Wilson Terán).
Botanical Sciences

Estimada Mayra Osorio:

Me complace informarle que su trabajo ya ha sido aceptado para su publicación en Botanical Sciences, la revista que publica la Sociedad Botánica de México A.C.

Se aceptó el 8 de julio de 2022 para su publicación en Botanical Sciences.

A partir de este momento nuestro equipo editorial se mantendrá en contacto con usted para resolver detalles técnicos y aclarar las dudas particulares que surjan durante el proceso editorial de su manuscrito. Posteriormente le serán enviadas las galeras para su revisión, las cuales deberán ser devueltas de inmediato.

Aproveche la oportunidad para recordar que es un requisito ineludible cubrir, previamente a la publicación de cualquier artículo, el pago por derechos de página. Le pido que tan pronto sea posible para usted, realice el pago a través de uno de los formatos que se indican en la siguiente liga. Después envíe el comprobante a la Dra. Xitlali Aguirre Dugua (Tesorera, Sociedad Botánica de México: tesoreria@socbot.mx) y a la Dra. Dalila Fragoso Tejas (Gerente editorial, Botanical Sciences: dalila_f@ciencias.unam.mx).

<https://www.socbot.mx/botanical-sciences1.html>

También estamos solicitando dos posibles imágenes de portada. Las fotografías o ilustraciones que pertenecen a su manuscrito (plantas enteras, flores, frutas, hojas, SEM, etc.) son buenas posibilidades. Estos pueden enviarse como TIFF o JPGS. Junto con la imagen, necesitaremos el nombre de la especie, la familia a la que pertenece y el nombre del fotógrafo. Etiquete su archivo como: Autor_Nombre_del_taxon. Al enviar su imagen nos concede permiso para usarla en la portada de Botanical Sciences y para fines promocionales en plataformas de redes sociales y en otros lugares. No podemos garantizar que usaremos las imágenes que envíe, pero consideraremos las que recibamos. Envíe la imagen por correo electrónico al asistente editorial, Hugo Tovar

<hugo.botanical.sciences@gmail.com>. Es nuestro interés promocionar su próxima publicación a través de las plataformas de redes sociales de la Sociedad Botánica de México (Facebook, Twitter)

Los editores le agradecemos por haber enviado su trabajo a esta revista.

Teresa Terrazas

Editor en Jefe

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Copilco, Coyoacán A.P. 70-233 México, Distrito Federal. C.P. 04510 Tel(s). (01) 562-29116,

FAX (01) 5550-1760

Correo electrónico: botanicalsciences@gmail.com

Dra. Teresa Terrazas

Editor-in-Chief

<http://www.botanicalsciences.com.mx>

editor.botanicalsciences@gmail.com

1 **Photosynthetic light response curves: elucidating the photosynthetic capacity of cacao**
2 **plants (*Theobroma cacao* L.) to full sun light in Cundinamarca, Colombia**

3 **Curvas de respuesta fotosintética a la luz: elucidando la capacidad fotosintética de plantas**
4 **de cacao (*Theobroma cacao* L.) aclimatadas a plena luz en Cundinamarca, Colombia**

5
6 Mayra Andreina Osorio Zambrano ¹, Loyla Rodríguez Pérez ¹, Rafael Sierra², and Wilson Terán ¹

7
8 ¹Biología de Plantas y Sistemas Productivos, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias,
9 Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia

10 ²Geoambiente SAS

11 *Autor de correspondencia: loyla.rodriguez@javeriana.edu.co

12
13 **Running title:** Respuesta fotosintética a la luz en cacao

14
15 **Contribución de los autores:** MAOZ (<https://orcid.org/0000-0002-3343-7415>), LRP
16 (<https://orcid.org/0000-0003-3537-3416>) y WT (<https://orcid.org/0000-0002-7597-5190>),
17 concibieron el proyecto y el diseño experimental, RS (<https://orcid.org/0000-0003-3836-3555>)
18 contribuyó en trabajo de campo; MAOZ realizó el experimento, las mediciones, el análisis y
19 escribió la versión inicial del manuscrito; LRP, RS y WT contribuyeron en el ajuste del análisis y
20 la mejora del manuscrito. Todos leyeron y aprobaron la versión final del artículo.

21
22 **Abstract**

23 **Background:** Cacao is a neotropical crop of global economic importance, renowned for its
24 ancestral use by pre-columbian cultures. Native to the Amazonian tropical rainforest, it is
25 considered as a shady tree, although some hybrid genotypes can grow under full sun exposure.
26 This ability to support different light levels vary from one clone to another and may be exploited
27 to optimize crop yield.

28 **Questions:** Are there differences in photosynthetic capacity under different levels of photon flux
29 density (PFD) between ICS60, TSH565, FEAR5, CCN51 and EET8 cacao clones?

30 **Studied species:** *Theobroma cacao* L.

31 **Study site and dates:** Estación Bambusa. Pacho, Cundinamarca, Colombia. October 2021

32 **Methods:** Physiological parameters were measured and analyzed under full light condition in
33 two years-old cacao plants, to obtain photosynthetic response light curves. Functioning of the
34 photosystem II (PSII) was evaluated through chlorophyll fluorescence parameters.

35 **Results:** Significant differences were found in photosynthetic capacity at full sunlight exposition
36 amongst clones, CCN51 showing the highest capacity for using high light, whereas TSH565
37 showed high photosynthetic capacity at lower PFD. On the other hand, the photochemistry
38 activity was similar between clones, without evidence of PSII impairment, suggesting absence of
39 photoinhibition under the conditions evaluated here.

40 **Conclusion:** The responses found could guide and recommend the use and exploitation of these
41 clones under specific in-field light conditions. The generated knowledge contributes to the
42 implementation of adequate management practices that are aimed at optimizing the efficiency in
43 the use of available PFD for enhancing photosynthetic rate, and, jointly, impact higher yields.

44 **Key words:** light response curves, light saturation point, light compensation point,
45 photosynthetic response, PSII efficiency, quantum efficiency

46 **Resumen**

47 **Antecedentes:** El cacao es un cultivo del neotrópico de importancia económica mundial, de uso
48 ancestral en las culturas precolombinas. Se considera una especie de sombra, aunque algunos
49 genotipos híbridos pueden crecer a plena exposición solar. Esta capacidad de tolerar diferentes
50 niveles de luz varía, pudiendo aprovecharse para optimizar el rendimiento de los cultivos.

51 **Preguntas:** ¿Existen diferencias en la capacidad fotosintética de los clones de cacao ICS60,
52 TSH565, FEAR5, CCN51 y EET8 frente a diferentes niveles de densidad de flujo fotónico
53 (DFF)?

54 **Especie de estudio:** *Theobroma cacao* L.

55 **Sitio y años de estudio:** Estación Bambusa. Pacho, Cundinamarca, Colombia. Octubre 2021

56 **Métodos:** Se hicieron curvas de respuesta fotosintética a la DFF en plantas de dos años de edad
57 que crecieron expuestas a la luz solar. Se evaluó el funcionamiento del fotosistema II (PSII) a
58 partir de las variables de la fluorescencia de la clorofila.

59 **Resultados:** Se encontraron diferencias significativas en la capacidad fotosintética de los clones,
60 siendo CCN51 el que presentó la mayor capacidad fotosintética a mayor cantidad de DFF,
61 mientras que el clon TSH565 mostró una mejor capacidad fotosintética a baja DFF. La actividad
62 fotoquímica fue similar entre clones, sin evidencia de afectación al PSII, sugiriendo ausencia de
63 fotoinhibición bajo las condiciones evaluadas.

64 **Conclusión:** Estos resultados podrían guiar y recomendar el uso y aprovechamiento de estos
65 clones bajo condiciones específicas de luz. El conocimiento generado contribuye a la
66 implementación de prácticas de manejo que optimicen el uso de la DFF disponible para aumentar
67 las tasas fotosintéticas, y conjuntamente, impactar en mayores rendimientos.

68 **Palabras clave:** curvas de respuesta a la luz, eficiencia cuántica, eficiencia del PSII, punto de

69 saturación de luz, punto de compensación de luz, respuesta fotosintética

70

71 El cacao (*Theobroma cacao* L.) es una especie vegetal originaria de los bosques húmedos
72 tropicales de Sudamérica (Motamayor *et al.* 2002), que produce semillas de gran demanda para la
73 industria del chocolate, y con potencial adicional para otras industrias como la cosmética y
74 farmacéutica (Mejia & Arguello 2000, Carr & Lockwood 2011). Para el 2019, el cacao alcanzó
75 una producción mundial de 5.5 millones de toneladas, de las cuales Sur y Centroamérica
76 produjeron 811,454 toneladas, proyectándose un importante incremento en la demanda de
77 materia prima y subproductos en las próximas décadas para el sector cacaotero (Voora *et al.*
78 2019, FAO 2021).

79

80 En Colombia y otros países productores, el cultivo de cacao se constituye como un importante
81 medio de subsistencia para los pequeños agricultores, garantizando una fuente de ingresos
82 rentable y estable, por lo que ha sido priorizado como fundamental en los programas de
83 sustitución de cultivos ilícitos y de desarrollo rural sostenible (Osorio-Guarín *et al.* 2017,
84 Rodríguez-Medina *et al.* 2019). Así, entre los retos de esta cadena productiva están incrementar
85 el área de siembra en las zonas de producción y el rendimiento, así como renovar los cacaotales
86 existentes y optimizar prácticas de siembra (arreglos agroforestales) y manejo sostenible del
87 cultivo, utilizando materiales regionales e introducidos mejorados o seleccionados (Osorio-
88 Guarín *et al.* 2017, Rodríguez-Medina *et al.* 2019). Sin embargo, los materiales de cacao
89 seleccionados y recomendados para la siembra en zonas de producción de Colombia no han sido
90 caracterizados suficientemente en cuanto a su comportamiento fisiológico y respuesta
91 fotosintética bajo condiciones edafo-climáticas locales. Por ejemplo, las condiciones de
92 intensidad de luz, que son determinantes para que los materiales de cacao sembrados expresen su

93 potencial genético y puedan alcanzar tasas de fotosíntesis máxima (Schroth *et al.* 2016, Medina
94 & Laliberte 2017, Lahive *et al.* 2019). Esta falta de conocimiento en las respuestas fisiológicas
95 puede conllevar a no identificar el estrés en las plantas de cacao, el cual se presenta cuando la
96 intensidad lumínica no es óptima debido a que limita la fotosíntesis y la ganancia de carbono
97 requerida para el crecimiento y desarrollo de órganos vegetativos y reproductivos, afectando el
98 rendimiento (Taiz & Zeiger 2014, Lambers & Oliveira 2019).

99 Tradicionalmente, *Theobroma cacao* es considerada una especie vegetal adaptada a
100 condiciones de sombra (sotobosque), que no tolera altas intensidades de luz, y en cuyo
101 ecosistema de origen, el bosque amazónico, las plantas crecen debajo de especies arbóreas de
102 mayor altura (Motamayor *et al.* 200, Almeida & Valle 2007, Jaimez *et al.* 2018, Salazar *et al.*
103 2018, Tezara *et al.* 2020). Es por esto que, en países productores de América es frecuente
104 cultivar el cacao en sistemas agroforestales, asociado con otras especies como plátano u otras
105 especies frutales y maderables que permiten generar condiciones de sombra (Schwendenmann *et*
106 *al.* 2010, Abdulai *et al.* 2018, Salazar *et al.* 2018). Consecuentemente, la distribución y arreglo de
107 siembra de las plantas en estos sistemas agroforestales modifican las condiciones microclimáticas
108 de luz, humedad relativa, temperatura y déficit de presión de vapor, lo cual conlleva a cambios en
109 la respuesta y comportamiento de rasgos fisiológicos relacionados con la fotosíntesis (Jaimez *et*
110 *al.* 2018, Salazar *et al.* 2018).

111 No obstante, en Colombia, Brasil, Ecuador, así como en los principales países africanos
112 productores de cacao, también se ha informado de materiales (clones) con capacidad de
113 aclimatación a altos niveles de radiación solar, lo que permite alcanzar mayores tasas
114 fotosintéticas y por lo tanto incrementar el rendimiento (Galyuon *et al.* 1996, Miyaji *et al.* 1997,
115 Uribe *et al.* 2000, Tezara *et al.* 2015, Jaimez *et al.* 2018, Salazar *et al.* 2018, De Almeida *et al.*
116 2019, Tezara *et al.* 2020) .

117 De esta forma, se propone que la plasticidad fenotípica del cacao en respuesta a la DFF está
118 relacionada con el comportamiento de los parámetros fisiológicos y bioquímicos, más que con
119 parámetros morfo-anatómicos, confiriendo a las plantas la capacidad para absorber y utilizar
120 eficientemente las diferentes intensidades de radiación solar (Almeida *et al.* 2014, De Almeida *et*
121 *al.* 2019). En este sentido, es relevante adelantar investigaciones orientadas a caracterizar la
122 respuesta y comportamiento fotosintético de plantas de cacao empleadas comercialmente, a
123 diferentes intensidades lumínicas, debido a que, a pesar de la importancia de estos rasgos, este
124 conocimiento es escaso, específicamente para la mayoría de los clones objeto de este estudio
125 (Baligar *et al.* 2008, Tezara *et al.* 2016).

126 Así, se planteó la pregunta: ¿Existen diferencias en la capacidad fotosintética de los clones de
127 cacao ICS60, TSH565, FEAR5, CCN51 y EET8 frente a diferentes niveles de DFF? La hipótesis
128 planteada considera que los clones evaluados tienen diferentes niveles de eficiencia en la
129 utilización de la luz y que, contrariamente a lo esperado para cultivos de sombra, algunos de estos
130 podrían tolerar altos niveles de DFF.

131

132 **Materiales y Métodos**

133 *Zona de estudio.* Las plantas de cacao evaluadas permanecieron en condiciones de
134 invernadero durante un año en la Estación productiva Bambusa, de la empresa Geoambiente
135 SAS, localizada en Pacho (Cundinamarca-Colombia); posteriormente, las plantas fueron
136 trasladadas fuera del invernadero y se sometieron a condiciones de exposición solar plena
137 ($907 \pm 122 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en promedio; Figuras 1D y 1E) durante un año, previo al período de
138 evaluación. La localidad se ubica en las coordenadas geográficas $5^{\circ} 07' 50''$ N y $74^{\circ} 09' 30''$
139 W, a una altitud de 1,350 msnm y corresponde a un clima de bosque seco premontano, con
140 una temperatura media anual de 24°C y humedad relativa de 60 %.

141 *Material vegetal.* Se evaluaron plantas de *T. cacao* de dos años, en estado de desarrollo de
142 elongación de ramas dispuestas en forma de horqueta, de acuerdo con la escala de clasificación
143 BBCH (Niemenak *et al.* 2010). Estas plantas fueron obtenidas convencionalmente para la
144 implementación generalizada de cultivos de cacao, mediante propagación vegetativa a partir
145 de esquejes e injertadas, utilizando como patrón el genotipo Caucasia 43 (CAU-43), empleado
146 por Geoambiente SAS para la producción en masa y como copa los clones híbridos: EET8,
147 ICS60, FEAR5, CCN51 y TSH565 (Tabla 1). El cacao producido por estos clones es
148 considerado como de sabor fino, con un leve aroma floral y frutal y, debido a sus cualidades
149 agronómicas en cuanto rendimiento (kg/ha/año), frutos por árbol, nivel de afectación por *Monilia*
150 (Tabla S1) y caracterización físico-química y organoléptica de las semillas, estos clones han sido
151 recomendados por el Consejo Nacional Cacaotero para la siembra y comercialización en
152 Colombia (Cardona, 2010).

153
154 *Condiciones experimentales.* Para el establecimiento del experimento en condiciones de
155 invernadero; 10 plantas de cinco meses de edad por clon se sembraron en bolsas de plástico negro
156 que contenían 20 kg de suelo franco limoso (pH 6.5). Acorde con los resultados del análisis del
157 suelo, se aplicó fertilización con 15 ml de Agroplus® y fertilizante 15-15-15 (N-P-K) en relación
158 5:5 v/p por litro de agua dos veces después del injerto cada 20 días, repitiendo el esquema de
159 fertilización al año para garantizar el aporte de elementos minerales requeridos por las plantas de
160 cacao para su crecimiento y desarrollo óptimos. Durante el período de crecimiento de las plantas,
161 se aplicó riego a capacidad de campo tres veces por semana. La temperatura y la humedad
162 relativa fueron registradas cada media hora durante los seis días de las mediciones, empleando un
163 registrador de datos HOBO® U12 (Onset) instalado a 2.0 m del suelo. En promedio la
164 temperatura del aire fue de 23 ± 0.79 °C, con una temperatura mínima de

165 15 ± 0.37 °C y máxima de 42 ± 1.47 °C (Figura 1A). Por otra parte, la humedad relativa
166 promedio fue de 79 ± 2.64 % (Figura 1C). Con los datos de temperatura y humedad relativa se
167 calculó el déficit de presión de vapor (DPV) empleando el método propuesto por Allen (2006) y
168 dos Santos *et al.* (2013) que, en promedio, fue de 0.75 ± 0.04 kPa (Figura 1B). La DFF se registró
169 diariamente entre las 7:00 am y las 6:00 pm empleando el medidor portátil LI-250 (Li-Cor Inc.,
170 Lincoln, NE, Estados Unidos de América). Durante la semana de mediciones la DFF mínima
171 promedio fue 295 ± 9.04 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y la máxima $1,382 \pm 100$ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 1E);
172 presentándose la DFF más alta durante el día entre las 10:00 y las 11:00 am (Figura 1D).
173
174 *Curvas de respuesta fotosintética a la densidad de flujo fotónico (A/DFF)*. Los registros de la
175 fotosíntesis neta (*A*) se realizaron entre las 9:00 am a las 12 m en la tercera o cuarta hoja
176 completamente expandida correspondiente al tercio superior del follaje, en seis plantas ($n = 6$)
177 para CCN51 y ocho plantas ($n = 8$) para los clones EET8, ICS60, FEAR5 y TSH565, usando un
178 sistema portátil de fotosíntesis (LI - 6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, Estado Unidos de América)
179 manteniendo la concentración de CO₂ de referencia constante a 400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las hojas
180 fueron expuestas a una secuencia de ocho niveles de DFF (10, 25, 50, 100, 200, 500, 800, 1,000
181 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Coe & Lin, 2018; Salazar *et al.* 2018) y la fotosíntesis neta para cada nivel de DFF,
182 se registró cuando el tiempo de aclimatación permitió alcanzar valores de estabilidad,
183 considerando coeficiente de variación permitido de 0.1 %. Para obtener el mejor ajuste de la
184 curva de respuesta fotosintética a la DFF (*A/DFF*) para cada uno de los clones de *T. cacao*, se
185 aplicaron varios modelos matemáticos propuestos por Lobo *et al.* (2013), usando la función
186 Solver en Microsoft Excel. El modelo elegido corresponde al de base exponencial (Ecuación 9),
187 con el que se obtuvo un mejor ajuste para las curvas de respuesta *A/DFF* aplicando el criterio del

188 valor mínimo en la suma de los cuadrados de los errores (SCE) y el coeficiente de determinación
189 (R^2) (Tabla 2). El modelo elegido corresponde a la ecuación 1 de base exponencial:

$$190 \quad PN = \{Pgmax[1 - \exp(-k(I - Icomp))]\} - RD \quad (1)$$

191 en donde: PN representa la tasa de fotosíntesis neta expresada en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $Pgmax$
192 corresponde a la tasa de fotosíntesis máxima a saturación por luz (A_{max}) expresada en $\mu\text{mol CO}_2$
193 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$, la I (luz) corresponde a la DFF expresada en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $Icomp$ representa el punto de
194 compensación lumínico (PCL) expresado en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, y la RD es la tasa de respiración
195 mitocondrial expresada en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Además, a partir de la ecuación también se
196 calcularon otros parámetros que describen la eficiencia y capacidad fotosintética de las plantas
197 como el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Φ) expresado en $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol fotones}^{-1}$ y el
198 punto de saturación lumínico (PSL) expresado en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

199

200 *Parámetros de la fluorescencia de la clorofila a del fotosistema II.* Para obtener información
201 acerca de la eficiencia del PSII, entre los días 2 al 5 se registraron las variables de la
202 fluorescencia de la clorofila a, en las mismas hojas y plantas en las que se registró la A , en los 5
203 clones, utilizando el fluorómetro Junior-PAM (Walz®, Effeltrich, Alemania), con un soporte de
204 pinza para las hojas. El equipo emplea la técnica de pulso de amplitud modulada (PAM) en la que
205 un haz de luz incide sobre la hoja para medir la luz reemitida por esta y registrar la actividad
206 fotosintética, además de varios mecanismos y reguladores que controlan el proceso fotosintético
207 (Salazar *et al.* 2018, Tounekti *et al.* 2018). La eficiencia cuántica máxima del PSII (F_v/F_m), se
208 determinó antes del amanecer entre las 5:00 y 6:00 am. Para esto, las moléculas de clorofila se
209 excitaron durante 0.80 s con $1,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de luz actínica; posteriormente, se expuso la hoja
210 a una serie de pulsos de luz saturada para obtener el máximo rendimiento de la fluorescencia en

211 un estado aclimatado a la luz (Gallé & Flexas 2010, Osorio Zambrano *et al.* 2021). Para
212 determinar la proporción de luz transferida para el proceso fotoquímico y absorbida por las
213 antenas colectoras de luz, se calculó el rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII}) en hojas
214 aclimatadas a luz entre las 10:00 y 11:00 am. Así mismo, la tasa de transferencia de electrones
215 (TTE) como indicador de la capacidad fotosintética, el “quenching” fotoquímico (qP) que
216 registra la proporción de centros de reacción del PSII que están abiertos y el “quenching” no
217 fotoquímico (NPQ) indica la eficiencia de disipación por como calor (Gallé & Flexas 2010).
218 Todos estos parámetros fueron calculados a partir de los resultados de fluorescencia, utilizando el
219 software WinControl-3 (Heinz Walz GmbH Inc. Effeltrich, Alemania) (González-González *et al.*
220 2020, Issa *et al.* 2018).

221
222 *Análisis.* Las diferencias entre las medias de los clones para los parámetros obtenidos a partir de
223 las curvas de respuesta *A/DFP* y de la fluorescencia de la clorofila a del fotosistema II se
224 analizaron con la prueba de la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) a un nivel de
225 significancia $P \leq 0.05$, luego de realizar el análisis de varianza (ANOVA) con el software
226 Statistix 9® (Analytical software, USA) y de haber verificado los supuestos de normalidad y
227 homocedasticidad.

228

229 **Resultados**

230 *Curvas de respuesta A/DFP.* El valor de la SCE obtenido (Tabla 2) con el modelo de base
231 exponencial aplicado a las curvas *A/DFP* en el presente estudio, refleja en alto grado la varianza
232 y comportamiento de los valores de *A* registrados para cada uno de los niveles de *DFP* (Figura 2).
233 En estas curvas *A/DFP*, la tasa de respiración (RD) fue negativa para los cinco clones de cacao
234 evaluados, mostrando emisión de CO₂ correspondiente a la respiración mitocondrial con

235 diferencias significativas entre los clones ($P = 0.0009$; $F = 5.69$), siendo menor ($- 0.17 \pm 0.17$
236 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para el clon ICS 60 y más alta en FEAR 5 ($- 0.77 \pm 0.16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
237 (Tabla 2).

238 Posteriormente, al inicio de las curvas de cada clon de cacao, A aumentó rápido y el aumento de
239 la DFF ($10\text{-}50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) conllevó a un incremento asintótico de la tasa de asimilación neta de
240 CO_2 hasta que se alcanzó el PCL, el cual corresponde a la DFF en la que el intercambio de CO_2
241 es nulo, es decir, que se compensa la emisión de CO_2 debido a la respiración (Figura 2) y por
242 encima de este punto se produce asimilación neta de CO_2 (Azcón - Bieto & Talón 2013, Taiz &
243 Zeiger 2014, Lambers & Oliveira 2019). El PCL de estos clones osciló entre $15.66 \pm 4.91 \mu\text{mol}$
244 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (TSH565) y $36.35 \pm 5.67 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (CCN51) con diferencias significativas ($P = 0.033$, F
245 $= 2.86$) entre ellos; siendo TSH565 y EET8 ($18.21 \pm 4.91 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) los que presentaron el
246 PCL más bajo, mientras que CCN51, FEAR5 e ICS60 mostraron los PCL más altos (36.35 ± 5.67
247 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $25.86 \pm 4.63 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $26.46 \pm 4.91 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente) (Tabla 2).

248 En la dinámica de la curva A/DFF , cuando cada clon alcanzó la DFF correspondiente al PCL
249 (Tabla 3), se inició la fijación neta de CO_2 , que aumentó a medida que la DFF incrementó, debido
250 a que en esta zona la fotosíntesis es limitada por luz; así, con el incremento de DFF la A mostró
251 una relación lineal, que corresponde a la eficiencia de los cloroplastos en el uso de la luz o
252 rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Φ). Se encontraron diferencias significativas en Φ entre
253 los clones evaluados ($P = 0.014$, $F = 3.48$; Tabla 2), principalmente entre CCN51 y los clones
254 EET8 y TSH565 en los cuales el rendimiento fotosintético fue de 0.041 ± 0.009 , 0.065 ± 0.008 y
255 $0.070 \pm 0.008 \mu\text{moles de CO}_2$ fijados por $\mu\text{mol de fotón absorbido}$, respectivamente.

256 De acuerdo con el análisis de las curvas de respuesta A/DFF y siguiendo la asimilación neta de
257 CO_2 a mayores valores de DFF, se observó que ésta alcanza sus niveles máximos, permitiendo
258 identificar el PSL. Una vez se supera el PSL, la A es limitada por los procesos enzimáticos y la

259 disponibilidad de CO₂. Así, El PSL más alto lo mostró CCN51 ($380 \pm 50.1 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y el más
260 bajo TSH565 ($228 \pm 43.4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), sin diferencias significativas entre ellos y los demás
261 clones ($P = 0.23$, $F = 1.44$; Tabla 2). Con respecto a la A_{max} , no se encontraron diferencias
262 significativas ($P = 0.23$, $F = 1.46$; Tabla 2) entre los clones, con valores que variaron entre 2.93
263 ± 0.33 y $3.32 \pm 0.33 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

264

265 *Eficiencia Fotoquímica.* Los valores de la F_v/F_m no fueron significativamente diferentes entre
266 los clones ($P = 0.23$, $F = 1.42$, Tabla 3). En promedio la F_v/F_m fue de 0.749. No obstante, el
267 rendimiento cuántico del PSII (ΦPSII) presentó diferencias significativas ($P = 0.007$, $F = 3.60$,
268 Tabla 3) entre los clones EET8 y CCN51 con los clones ICS60 y TSH 565 al igual que para la
269 tasa de transporte de electrones (TTE) ($P = 0.005$, $F = 3.79$, Tabla 3), en donde
270 consecuentemente los valores de ambos parámetros fueron más altos para ICS60 (0.522 ± 0.006 y
271 27.3 ± 0.35) y TSH565 (0.523 ± 0.006 y 27.4 ± 0.35) y más bajos para EET8 (0.502 ± 0.003 y
272 26.2 ± 0.35) y CCN51 (0.491 ± 0.008 y 25.8 ± 0.41). Para el qP, no se encontraron diferencias
273 significativas ($P = 0.11$, $F = 1.88$) entre los clones, siendo el valor promedio de 0.827; mientras
274 que, el NPQ, sí presentó diferencias significativas ($P = 0.000$, $F = 10.28$) entre los clones,
275 principalmente entre los dos que presentaron los valores más altos: CCN51 (0.492 ± 0.033) y
276 TSH565 (0.421 ± 0.028), y los que mostraron valores más bajos: EET8 (0.242 ± 0.028), FEAR 5
277 (0.310 ± 0.028) e ICS60 (0.329 ± 0.028).

278

279 **Discusión**

280 El comportamiento de las variables fisiológicas derivadas de las curvas de respuesta fotosintética
281 a la DFF como PCL, RD, PSL y A_{max} , al igual que de las variables de la eficiencia fotoquímica
282 del PSII como F_v/F_m , ΦPSII , TTE, qP y NPQ sugieren que los clones de cacao evaluados han

283 desarrollado la capacidad de aclimatación a altas DFF, contrario a lo esperado para plantas
284 tolerantes a la sombra. Estos clones mostraron comportamiento fotosintético de plantas C3 de sol,
285 presentando tolerancia y eficiencia fotosintética optima a mayor intensidad de luz que la
286 propuesta para genotipos de cacao de sombra, ya que los datos asociados con eficiencia del
287 fotosistema II sugieren que no presentaron fotoinhibición.

288 En este sentido, el PCL obtenido en los clones, es congruente con los valores reportados para
289 otros genotipos de *T. cacao* bajo distintas condiciones, al situarse entre 5-57 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$
290 (Daymond *et al.* 2011, Avila-Lovera *et al.* 2016, Tezara *et al.* 2016, De Almeida *et al.* 2019); de
291 estos valores, los más altos ($> 10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se han encontrado en genotipos que crecieron en
292 condiciones naturales o en altas DFF, como los evaluados en el presente estudio (Tezara *et al.*
293 2016, Salazar *et al.* 2018, De Almeida *et al.* 2019).

294 Consecuentemente, los valores de la tasa de respiración mitocondrial para cada uno de los
295 clones de cacao evaluados, concuerdan con las RD reportadas en otros estudios para *T. cacao* y
296 para plantas C3 (Almeida & Valle 2007, Bertolde *et al.* 2012, Rivera-Méndez & Romero 2017,
297 De Almeida *et al.* 2019). Se afirma que valores bajos de RD contribuyen en la reducción del PCL
298 puesto que la RD es compensada por una fotosíntesis poco elevada (Taiz & Zeiger 2014),
299 permitiendo a las plantas un balance de carbono positivo cuando están expuestas a baja DFF.

300 Igualmente, el rendimiento cuántico de la fotosíntesis para los cinco clones estuvo dentro de los
301 rangos descritos para plantas de *T. cacao* ($0.01 - 0.09 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol foton}^{-1}$) (Daymond *et al.*
302 2011, Bertolde *et al.* 2012, Almeida *et al.* 2014, Avila-Lovera *et al.* 2016, Tezara *et al.* 2016, De
303 Almeida *et al.* 2017, Lahive *et al.* 2018, Kumar & Jegadeeswari 2019). El rendimiento cuántico
304 observado en los clones de cacao es comparable con el observado en otras plantas C3 en
305 condiciones no estresantes ($0.05 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol foton}^{-1}$) (Apshara *et al.* 2013, Azcón - Bieto &
306 Talón, 2013, Avila-Lovera *et al.* 2016, Rivera-Méndez & Romero 2017), sugiriendo que la A_{max}

307 fue soportada por la luz disponible, y que los clones tuvieron la capacidad de utilizar
308 eficientemente la luz absorbida, manteniendo un balance en la ganancia de carbono (Baligar *et*
309 *al.* 2008, Matos *et al.* 2009, Almeida *et al.* 2014).

310 Adicionalmente, en relación con la A_{\max} , se propone que cuando las plantas alcanzan el punto
311 de saturación por luz, la A no aumenta en respuesta al incremento de la DFF debido a que la A es
312 ahora limitada por la disponibilidad de CO_2 , la capacidad de carboxilación de la RUBISCO o el
313 metabolismo de las triosas fosfato, debido a que, tanto la tasa de transferencia de electrones,
314 como las enzimas involucradas en el ciclo de Calvin, no logran funcionar a la misma velocidad
315 en la que los fotones son absorbidos (Taiz & Zeiger 2014). Una de las características fisiológicas
316 por las que *T. cacao* es considerada una especie tolerante a la sombra, es la baja A_{\max} que oscila
317 entre 1 y 8 $\mu\text{moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Almeida *et al.* 2014, Avila-Lovera *et al.* 2016, Tezara *et al.*
318 2016), reportándose los valores más altos de A_{\max} (5 - 8 $\mu\text{moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en plantas
319 expuestas a alta DFF (750 – 1,000 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Miyaji *et al.* 1997, De Almeida *et al.* 2017,
320 Jaimez *et al.* 2018, Salazar *et al.* 2018). En los clones de cacao evaluados, se encontró que la
321 A_{\max} estuvo en el rango reportado para esta especie, sin embargo, en comparación con otras
322 investigaciones, no se observaron valores más altos de A_{\max} pese a los altos niveles de luz a los
323 que estuvieron expuestas las plantas; lo que podría sugerir que si bien estos clones tienen
324 capacidad de asimilación de CO_2 y eficiencia en la utilización de la luz disponible, las máximas
325 tasas de A dependen de otros factores como una mayor demanda nutricional, y factores genéticos,
326 y no solo de la DFF (Almeida & Valle 2007, De Almeida *et al.* 2017, Jaimez *et al.* 2018). En De
327 Almeida *et al.* (2019) se evidenciaron mayores valores de A_{\max} en clones de Criollo Moderno
328 expuestos a alta DFF ($760 \pm 107 \mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en invernadero, no obstante, después de seis
329 meses de exposición a esta DFF, la A_{\max} se redujo mostrando ser una respuesta de aclimatación a
330 la alta DFF.

331 Por su parte, para diferentes genotipos de *T. cacao* evaluados en condiciones de campo e
332 invernadero, se encontraron valores de PSL situados en el rango entre 90 - 750 $\mu\text{moles de m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
333 (Almeida & Valle 2007, Baligar *et al.* 2008, Avila-Lovera *et al.* 2016, De Almeida *et al.* 2016,
334 Medina & Laliberte, 2017, Lahive *et al.* 2018, Almeida *et al.* 2019). Dentro de este rango de
335 valores de saturación lumínica, se encuentran aquellos característicos tanto para plantas C3 de sol
336 (400 - 600 $\mu\text{moles de m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como de sombra (60 - 200 $\mu\text{moles de m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Azcón - Bieto &
337 Talón 2013, Rivera-Méndez & Romero 2017). Esto confirma la alta variación genética y
338 plasticidad fisiológica propuesta para esta especie frente a este rasgo, las cuales confieren a los
339 genotipos la capacidad fotosintética para responder eficientemente a altos valores de DFF previo
340 a experimentar saturación (Daymond *et al.* 2011, De Almeida *et al.* 2019). Así, los genotipos de
341 cacao capaces de crecer a alta DFF (pleno sol) pueden presentar mayores tasas fotosintéticas que
342 los cultivados en condiciones de sombra con el consecuente incremento de la fertilización, mayor
343 tecnificación y mejor manejo agronómico del cultivo (Alvim 1958, Galyuon *et al.* 1996, Miyaji
344 *et al.* 1997, Almeida & Valle 2007). Por ejemplo, se ha registrado que en plantas de cuatro años
345 de edad, de clones trinitarios de cacao cultivados a plena exposición solar en las condiciones
346 climáticas del municipio Landázuri, en Santander (Colombia), presentaron un incremento en el
347 rendimiento de 51 %, garantizándoles una adecuada fertilización, en comparación con el
348 rendimiento de cultivos convencionales en sombra (Uribe *et al.* 2000). Así mismo, se propone
349 que plantas de cacao, bajo las condiciones de la Amazonía colombiana, pueden crecer en
350 monocultivo en altas condiciones de luz con una mejor asimilación de carbono (Salazar *et al.*
351 2018). Se sugiere que lo anterior se debe a que *T. cacao* posee plasticidad fenotípica relacionada
352 con algunas características fisiológicas y bioquímicas que le permiten crecer en condiciones de
353 DFF contrastantes (De Almeida *et al.* 2019). Actualmente se está implementando como práctica
354 de manejo cultural, el arreglo espacial del sistema de cultivo a plena exposición solar en las

355 principales regiones productoras de África Occidental (Abdulai *et al.* 2018), sistema que también
356 suscita interés en regiones de producción de cacao de Latinoamérica (Jaimez *et al.* 2018, Salazar
357 *et al.* 2018, Uribe *et al.* 2000).

358 De esta forma, la búsqueda y selección de clones con capacidad de tolerancia y respuesta al
359 incremento de la luz, como fenómeno asociado al cambio climático global, se enmarca dentro de
360 las estrategias para conseguir rendimientos óptimos en cuanto a cantidad y características de
361 calidad para la comercialización del cacao (Jaimez *et al.* 2018, Salazar *et al.* 2018, De Almeida *et*
362 *al.* 2019, Fraga Junior *et al.* 2020), por lo que caracterizaciones como las realizadas en este
363 estudio se vuelven necesarias para contribuir con ese fin.

364 En relación al comportamiento observado al inicio de las curvas de respuesta *A/DFF* de los
365 clones de cacao, las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis son determinantes para la
366 utilización y aprovechamiento de la luz, mientras que al final de la curva, cuando ocurre la
367 saturación de la fotosíntesis, son determinantes las reacciones asociadas con la reducción del CO₂
368 a carbohidratos (Azcón - Bieto & Talón 2013). Los resultados de la fluorescencia de la clorofila a
369 del fotosistema II sugieren que los cinco clones tienen capacidad para aclimatarse a alta DFF,
370 manteniendo su actividad fotosintética aprovechando la luz disponible (Almeida *et al.* 2014, Taiz
371 & Zeiger 2014).

372 Una variable fisiológica que se asocia con el funcionamiento de los centros de reacción del PSII
373 es el rendimiento cuántico máximo o eficiencia fotoquímica del PSII (F_v/F_m), el cual tiene un
374 valor típico de 0.80 para plantas que tienen un adecuado funcionamiento del aparato fotosintético
375 (Maxwell & Johnson 2000) y para plantas sin fotoinhibición crónica tiene una escala de valores
376 entre 0.71 a 0.83 (Baker 2008). Todos los clones de cacao evaluados presentaron valores de F_v/F_m
377 por encima de 0.73, demostrando la conservación de la integridad del PSII a alta DFF y
378 tolerancia a altos niveles de intensidad lumínica. Igualmente, la tasa de transporte de electrones a

379 través del PSII (TTE) y la proporción de luz absorbida por el complejo antena que impulsa el
380 proceso fotoquímico en el PSII (Φ PSII) observadas en los cinco clones concuerdan con la F_v/F_m
381 presentada y sugieren una actividad fotoquímica y uso de la luz óptimos (De Almeida *et al.* 2017,
382 Tezara *et al.* 2020). Así mismo, los valores altos de qP observados en los clones, confirman el
383 adecuado funcionamiento del aparato fotosintético. Además, los valores de NPQ obtenidos y
384 diferencias observadas entre clones, reflejan la baja disipación de la energía como calor y pueden
385 asociarse con un mecanismo plástico para equilibrar el balance entre la absorción de la luz
386 presente, y una mejor aclimatación de las plantas a mayores niveles de DFF (Flexas 2010).

387 En conclusión, los clones comerciales de cacao evaluados mostraron comportamientos
388 similares en la capacidad y respuesta fotosintética en relación con el incremento de la DFF, por lo
389 que podrían tener la capacidad fisiológica para aclimatarse y crecer en condiciones de alta
390 intensidad lumínica; sin embargo, el clon TSH565 mostró mayor capacidad de utilización de los
391 fotones de luz a bajos niveles de DFF (menor PCL), requiriendo una mayor disipación de la
392 energía lumínica como calor, sin que la eficiencia fotosintética sea afectada; por lo que se podría
393 proponer para sembrar bajo condiciones de sombra. Por otra parte, el clon CCN51 presentó
394 mayor capacidad de aclimatación a la alta DFF, por lo que podría ser utilizado en sistemas de
395 producción de monocultivo con mayor exposición solar.

396 Aunque se ha indicado que *T. cacao* requiere baja luz, las evidencias de su exitosa siembra y
397 obtención de mayores rendimientos de cosecha en sistemas a libre exposición, soportan que esta
398 especie ha desarrollado mecanismos fisiológicos que le permiten aclimatarse a ambientes con
399 mayores intensidades lumínicas. Se recomienda realizar estudios orientados a definir si la
400 capacidad de estos clones de cacao para aclimatarse a alta DFF representa una respuesta corta
401 asociada a un rasgo de sobrevivencia o si este rasgo fisiológico puede mantenerse cuando las

402 plantas son sometidas a niveles de alta luz por períodos largos de tiempo en las zonas de
403 producción de cacao.

404

405 **Agradecimientos**

406 Los autores agradecen al personal de la empresa Geoambiente SAS, muy especialmente al señor
407 Rodrigo Centeno por su apoyo técnico durante el desarrollo del experimento. M. Osorio fue
408 beneficiaria del programa de créditos condonables "Formación de Capital Humano de Alto Nivel
409 para el Departamento de Norte de Santander" ID 753 otorgado por la Gobernación de Norte de
410 Santander y Minciencias (Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de Colombia), que
411 financió sus estudios de doctorado en el marco del cual se realizó esta investigación. Esta
412 investigación fue financiada con recursos de investigación de la Vicerrectoría de Investigación de
413 la Pontificia Universidad Javeriana otorgados al proyecto con ID 7939. Los autores agradecen a
414 los revisores y al editor de sección los aportes realizados para mejorar la calidad del artículo.

415

416 **Material Suplementario**

417 El material suplementario de este artículo puede ser consultado aquí:

418 **Tabla S1. Características agronómicas de los clones evaluados. I.G: índice de grano, I.M:**

419 **índice de Mazorca.**

Característica agronómica	EET8	ICS60	TSH565	FEAR5	CCN51
Frutos árbol/año	22	22	27	28	26
Rendimiento (kg/ha/año)	1,235	1,076	1,212	1,689	1,441
I.G	2.2	2.1	1.4	1.4	1.6
I.M	14	15	18	18	15
Reacción a Monilia	S	S	S	M.S	M.R

420 **Índices y límites de selección:** Reacción a Monilia: S: Susceptible, R: Resistente, M.S:
421 Moderadamente susceptible, M.R: Moderadamente resistente; I.M: 16-20 normal, < 15 bueno;
422 I.G: 1.4-1.6 medio, ≥ 1.7 alto; Frutos árbol: < 70 regular. (Fuente: Cardona 2010, Perea Villamil
423 et al. 2017)

424 **Literatura citada**

425 Cardona BS. 2010. *Acuerdo 003. Clones para Cacao en Colombia*. Chocoandino.
426 [http://huila.gov.co/documentos/agricultura/CADENAS PRODUCTIVAS/CLONES DE](http://huila.gov.co/documentos/agricultura/CADENAS_PRODUCTIVAS/CLONES_DE)
427 [CACAO PARA COLOMBIA.pdf](http://huila.gov.co/documentos/agricultura/CADENAS_PRODUCTIVAS/CLONES_DE) (acceso Abril 15, 2017)

428 Perea-Villamil A, Martínez-Guerrero N, Aranzazu-Hernández F, Cadena-Cala T. 2017.
429 *Características de calidad del cacao de Colombia: catálogo de 26 cultivares*. Universidad
430 Industrial de Santander. Bucaramanga, Colombia. Federación Nacional de Cacaoteros
431 (FEDECACAO). Bogotá, Colombia. ISBN: 978-958-8956-26-8

432 **Literatura citada**

433 Abdulai I, Vaast P, Hoffmann MP, Asare R, Jassogne L, Van Asten P, Rotter RP, Graefe S. 2018.
434 Cocoa agroforestry is less resilient to sub-optimal and extreme climate than cocoa in full
435 sun. *Global Change Biology* **24**: 273-286. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13885>

436 Acheampong K, Hadley P, Daymond AJ. 2013. Photosynthetic activity and early growth of four
437 cacao genotypes as influenced by different shade regimes under West African dry and wet
438 season conditions. *Experimental Agriculture* **49**: 31-42. DOI:
439 <https://doi.org/10.1017/S0014479712001007>

440 Allen RG. 2006. *Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los*
441 *requerimientos de agua de los cultivos* (Vol. 56). Food & Agriculture Org.

442 Almeida AA, Gomes FP, Araujo RP, Santos RC, Valle RR. 2014. Leaf gas exchange in species
443 of the Theobroma genus. *Photosynthetica* **52**: 16-21. DOI: [https://doi.org/10.1007/s11099-](https://doi.org/10.1007/s11099-013-0048-8)
444 [013-0048-8](https://doi.org/10.1007/s11099-013-0048-8)

445 Almeida AA, Valle R. 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant*
446 *Physiology* **19**: 425-448. DOI: <https://doi.org/doi.org/10.1590/S1677-04202007000400011>

447 Alvim P de T 1958. El problema del sombreado del cacao bajo el punto de vista fisiológico.

448 *Agronomía* **25**: 34–42.

449 Apshara SE, Rajesh MK, Balasimha D. 2013. Assessment of morphological, physiological and
450 molecular characteristics of cocoa accessions from Central and South America in relation to
451 drought tolerance. *Journal of Plantation Crops* **41**: 389-397.

452 Avila-Lovera E, Coronel I, Jaimez R, Urich R, Pereyra G, Araque O, Chacon I, Tezara W. 2016.
453 Ecophysiological traits of adult trees of Criollo cocoa cultivars (*Theobroma cacao* L.) from
454 a germplasm bank in Venezuela. *Experimental Agriculture* **52**: 137-153. DOI:
455 <https://doi.org/10.1017/S0014479714000593>

456 Azcón - Bieto J, Talón M. 2013. *Fundamentos de Fisiología Vegetal* . Mc Graw Hill
457 Interamericana. ISBN: 978-84-481-9293-8

458 Baker NR. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annu. Rev. Plant*
459 *Biol.* **59**: 89-113. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>

460 Baligar VC, Bunce JA, Machado RCR, Elson MK. 2008. Photosynthetic photon flux density,
461 carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao
462 seedlings. *Photosynthetica* **46**: 216-221. DOI: [https://doi.org/doi.org/10.1007/s11099-008-](https://doi.org/doi.org/10.1007/s11099-008-0035-7)
463 [0035-7](https://doi.org/doi.org/10.1007/s11099-008-0035-7)

464 Bekele FL, Bekele I, Butler DR, Bidaisee GG. 2006. Patterns of morphological variation in a
465 sample of cacao (*Theobroma cacao* L.) germplasm from the International Cocoa Genebank,
466 Trinidad. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 933-948. DOI:
467 <https://doi.org/10.1007/10722-004-6692-x>

468 Bertolde FZ, Almeida AA, Pirovani CP, Gomes FP, Ahnert D, Baligar VC, Valle RR. 2012.
469 Physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to flooding.
470 *Photosynthetica* **50**: 447-457. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0052-4>

471 Boza EJ, Motamayor JC, Amores FM, Cedeno-Amador S, Tondo CL, Livingstone DS, Schnell

472 R, Gutiérrez O. 2014. Genetic characterization of the cacao cultivar CCN 51: its impact and
473 significance on global cacao improvement and production. *Journal of the American Society*
474 *for Horticultural Science* **139**: 219-229. DOI:
475 <https://doi.org/https://doi.org/10.21273/JASHS.139.2.219>

476 Cardona BS. 2010. *Acuerdo 003. Clones para Cacao en Colombia*. Chocoandino.
477 [http://huila.gov.co/documentos/agricultura/CADENAS PRODUCTIVAS/CLONES DE](http://huila.gov.co/documentos/agricultura/CADENAS_PRODUCTIVAS/CLONES_DE)
478 [CACAO PARA COLOMBIA.pdf](http://huila.gov.co/documentos/agricultura/CADENAS_PRODUCTIVAS/CLONES_DE) (acceso Abril 15, 2017)

479 Carr MKV, Lockwood G. 2011. The water relations and irrigation requirements of cocoa
480 (*Theobroma cacao* L.): A Review. *Experimental Agriculture* **47**: 653-676. DOI:
481 <https://doi.org/10.1017/s0014479711000421>

482 Coe RA, Lin HC. 2018. Light-response curves in land plants. In *Methods in Molecular Biology*
483 (Vol. 1770, pp. 83-94). Humana Press Inc. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4_5)
484 [4_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4_5)

485 Daymond AJ, Tricker PJ, Hadley P. 2011. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is
486 correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum* **55**: 99-104.
487 DOI: <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0013-y>

488 De Almeida J, Herrera A, Tezara W. 2019. Phenotypic plasticity to photon flux density of
489 physiological, anatomical and growth traits in a modern Criollo cocoa clone. *Physiologia*
490 *Plantarum* **166**: 821-832. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12840>

491 De Almeida J, Ávila-Lovera E, Jaimez RE, Araque O, González R, Tezara W. 2017.
492 Características fotosintéticas de cuatro clones de cacao en un sistema agroforestal en
493 Barlovento, Edo. Miranda. *Investigación y Saberes* **6**: 3-21.

494 De Almeida J, Tezara W, Herrera A. 2016. Physiological responses to drought and experimental
495 water deficit and waterlogging of four clones of cacao (*Theobroma cacao* L.) selected for

496 cultivation in Venezuela. *Agricultural Water Management* **171**: 80-88. DOI:
497 <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.03.012>

498 dos Santos CM, Verissimo V, de Lins Wanderley Filho HC, Ferreira VM, da Silva Cavalcante P
499 G, Rolim EV, Endres L. 2013. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange,
500 quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L.
501 grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Industrial Crops and*
502 *Products* **41**: 203-213. DOI: <https://doi.org/doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.04.003>

503 FAO. 2021. *FAOSTAT, Crops*. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC> (acceso Junio 15, 2021)

504 Fraga Junior LS, Vellame LM, de Oliveira AS, da Silva Paz VP. 2020. Transpiration of young
505 cocoa trees under soil water restriction. *Scientia Agricola* **78**: 8. DOI:
506 <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2019-0093>

507 Gallé A, Flexas J. 2010. *Gas-Exchange and Chlorophyll Fluorescence Measurements in*
508 *Grapevine Leaves in the Field BT - Methodologies and Results in Grapevine Research* (S.
509 Delrot H, Medrano E, Or L Bavaresco, S. Grando (eds.); pp. 107-121). Springer
510 Netherlands. DOI: https://doi.org/10.1007/978-90-481-9283-0_8

511 Galyuon IKA, McDavid CR, Lopez FB, Spence JA. 1996. Effect of irradiance level on cocoa
512 (*Theobroma cacao* L.). I. Growth and leaf adaptations. In *Tropical agriculture: Vol. v. 73*.
513 <https://www.researchgate.net/publication/264550849> (acceso Septiembre 22, 2020)

514 García Lozano J. 2014. *Caracterización de las respuestas fisiológicas y bioquímicas en tres*
515 *clones de cacao (Theobroma cacao L.) sometidos a diferentes niveles de déficit hídrico*
516 [Universidad Nacional de Colombia]. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/52256>
517 (acceso Abril 12, 2017)

518 González-González MF, Ocampo-Alvarez H, Santacruz-Ruvalcaba F, Sánchez-Hernández CV,
519 Casarrubias-Castillo K, Becerril-Espinosa A, Castañeda-Nava JJ, Hernández-Herrera RM.

520 2020. Physiological, Ecological, and Biochemical Implications in Tomato Plants of Two
521 Plant Biostimulants: Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Seaweed Extract. *Frontiers in Plant*
522 *Science* **11**: 999. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00999>

523 ICCO. 2020. *Quarterly Bulletin of Cocoa Statistics, Vol. XLVI, No.1, Cocoa year 2019/20.*
524 (acceso Julio 5, 2020)

525 Issa A, Esmael Q, Sanchez L, Courteaux B, Guise JF, Gibon Y, Ballias P, Clément C, Jacquard
526 C, Vaillant-Gaveau N, Aït Barka E. 2018. Impacts of paraburkholderia phytofirmans strain
527 PsJN on tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) under high temperature. *Frontiers in Plant*
528 *Science*, **871**: 1397. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01397>

529 Jaimez R, Amores Puyutaxi F, Vasco A, Gastón L, Tarqui O, Quijano G, Jimenez JC, Tezara W.
530 2018. Photosynthetic response to low and high light of cacao growing without shade in an
531 area of low evaporative demand. *Acta Biológica Colombiana* **23**: 95-103. DOI:
532 <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.15446/abc.v23n1.64962>

533 Jaimez RE, Barragan L, Fernández-Niño M, Wessjohann LA, Cedeño-Garcia G, Cantos IS,
534 Arteaga F. 2022. *Theobroma cacao* L. cultivar CCN 51: a comprehensive review on origin,
535 genetics, sensory properties, production dynamics, and physiological aspects. *PeerJ*, **10**:
536 e12676. DOI: <https://doi.org/10.7717/PEERJ.12676>

537 Johnson ES, Bekele FL, Brown SJ, Song Q, Zhang D, Meinhardt LW, Schnell RJ. 2009.
538 Population structure and genetic diversity of the Trinitario cacao (*Theobroma cacao* L.)
539 from Trinidad and Tobago. *Crop Science* **49**: 564-572. DOI:
540 <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.03.0128>

541 Kumar N, Jegadeeswari V. 2019. Dynamics of gas exchange and chlorophyll fluorescence
542 parameters of cocoa genotypes in response to water deficit. *Journal of Pharmacognosy and*
543 *Phytochemistry* **8**: 415-419.

544 Lahive F, Hadley P, Daymond AJ. 2019. The physiological responses of cacao to the
545 environment and the implications for climate change resilience. A review. *Agronomy for*
546 *Sustainable Development* **39**: 5. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0552-0>

547 Lahive F, Hadley P, Daymond AJ. 2018. The impact of elevated CO₂ and water deficit stress on
548 growth and photosynthesis of juvenile cacao (*Theobroma cacao* L.). *Photosynthetica* **56**:
549 911-920. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0743-y> LB - Lahive2017

550 Lambers H, Oliveira RS. 2019. Plant physiological ecology. In *Plant Physiological Ecology*.
551 Springer International Publishing. ISBN:978-3-030-29638-4

552 Lobo F de A, de Barros MP, Dalmagro HJ, Dalmolin ÂC, Pereira WE, de Souza ÉC, Vourlitis G
553 L, Rodríguez Ortíz CE. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with
554 Microsoft Excel - a critical look at the models. *Photosynthetica* **51**: 445-456. DOI:
555 <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0045-y>

556 Matos FS, Wolfgramm R, Gonçalves FV, Cavatte PC, Ventrella MC, DaMatta FM. 2009.
557 Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental*
558 *Botany* **67**: 421-427. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.06.018>

559 Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of*
560 *Experimental Botany* **51**: 659-668. DOI:
561 <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

562 Medina V, Laliberte B. 2017. A review of research on the effects of drought and temperature
563 stress and increased CO₂ on *Theobroma cacao* L., and the role of genetic diversity to
564 address climate change. *Costa Rica: Bioversity International*.
565 <https://cgspace.cgiar.org/handle/10568/89084> (acceso Mayo 4, 2019)

566 Mejia LA, Arguello O. 2000. *Tecnología para el Mejoramiento del Sistema de Producción de*
567 *Cacao*. Corpoica; Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Bucaramanga

568 Colombia. <http://bibliotecadigital.agronet.gov.co/jspui/bitstream/11348/3832/1/220.1.pdf>
569 (acceso Enero 23, 2021)

570 Miyaji KI, da Silva WS, Alvim P de T 1997. Productivity of leaves of a tropical tree, *Theobroma*
571 *cacao*, grown under shading, in relation to leaf age and light conditions within the canopy.
572 *New Phytologist* **137**: 463-472. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00841.x>

573 Motamayor JC, Risterucci AM, Lopez PA, Ortiz CF, Moreno A, Lanaud C. 2002. Cacao
574 domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* **89**: 380-386. DOI:
575 <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800156>

576 Niemenak N, Cilas C, Rohsius C, Bleiholder H, Meier U, Lieberei R. 2010. Phenological growth
577 stages of cacao plants (*Theobroma* sp.): codification and description according to the BBCH
578 scale. *Annals of Applied Biology* **156**: 13-24. DOI: [https://doi.org/10.1111/j.1744-](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00356.x)
579 [7348.2009.00356.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00356.x)

580 Osorio-Guarín JA, Berdugo-Cely J, Coronado RA, Zapata YP, Quintero C, Gallego-Sánchez G,
581 Yockteng R. 2017. Colombia a source of cacao genetic diversity as revealed by the
582 population structure analysis of germplasm bank of theobroma cacao l. *Frontiers in Plant*
583 *Science* **8**:. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01994>

584 Osorio-Zambrano MA, Castillo DA, Rodríguez-Pérez L, Terán W. 2021. Cacao (*Theobroma*
585 *cacao* L.) Response to Water Stress: Physiological Characterization and Antioxidant Gene
586 Expression Profiling in Commercial Clones. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 12). DOI:
587 <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.700855>

588 Perea-Villamil A, Martínez-Guerrero N, Aranzazu-Hernández F, Cadena-Cala T. 2017.
589 *Características de calidad del cacao de Colombia: catálogo de 26 cultivares*. Universidad
590 Industrial de Santander. Bucaramanga, Colombia. Federación Nacional de Cacaoteros
591 (FEDECACAO). Bogotá, Colombia. ISBN: 978-958-8956-26-8

592 Rivera-Méndez YD, Romero HM. 2017. Fitting of photosynthetic response curves to
593 photosynthetically active radiation in oil palm. *Agronomia Colombiana* **35**: 323-329. DOI:
594 <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v35n3.63119>

595 Rodriguez-Medina C, Arana AC, Sounigo O, Argout X, Alvarado GA, Yockteng R. 2019. Cacao
596 breeding in Colombia, past, present and future. In *Breeding Science* (Vol. 69, Issue 3, pp.
597 373-382). Japanese Society of Breeding. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.19011>

598 Salazar JCS, Melgarejo LM, Casanoves F, Di Rienzo JA, DaMatta FM, Armas C. 2018.
599 Photosynthesis limitations in cacao leaves under different agroforestry systems in the
600 Colombian Amazon. *PLoS ONE* **13**. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206149>

601 Schroth G, Läderach P, Martinez-Valle AI, Bunn C, Jassogne L. 2016. Vulnerability to climate
602 change of cocoa in West Africa: Patterns, opportunities and limits to adaptation. *Science of*
603 *the Total Environment* **556**: 231-241. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.024>

604 Schwendenmann L, Veldkamp E, Moser G, Hölscher D, Köhler M, Clough Y, Anas I,
605 Djajakirana G, Erasmi S, Hertel D, Leitner D, Leuschner C, Michalzik B, Propastin P, Tjoa
606 A, Tschardt T, van Straaten O. 2010. Effects of an experimental drought on the
607 functioning of a cacao agroforestry system, Sulawesi, Indonesia. *Global Change Biology* **16**:
608 1515-1530. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02034.x>

609 Taiz L, Zeiger E. 2014. *Plant Physiology and Development*. Oxford University Press. ISBN: 978-
610 160-5352-55-8

611 Tezara W, Valencia Caicedo EE, Reynel Chila VH, Bolaños Ortega MJ, Blanco Flores HA.
612 2020. Actividad fotosintética y su relación con el rendimiento de diez clones de cacao
613 nacional. *Revista ESPAMCIENCIA* **11**: 19-27. DOI:
614 https://doi.org/10.51260/revista_espamciencia.v11i1.202

615 Tezara W, De Almeida J, Valencia E, Cortes JL, Bolaños MJ. 2015. Actividad fotoquímica de

616 clones élites de cacao (*Theobroma cacao* L.) Ecuatoriano en el norte de la provincia
617 Esmeraldas. *Investigación y Saberes IV*: 37-52.

618 Tezara W, Pereyra G, Ávila-Lovera E, Herrera A. 2020. Variability in physiological responses of
619 Venezuelan cacao to drought. *Experimental Agriculture* **56**: 407-421. DOI:
620 <https://doi.org/10.1017/S0014479720000058>

621 Tezara W, Urich R, Jaimez R, Coronel I, Araque O, Azocar C, Chacón I. 2016. Does Criollo
622 cocoa have the same ecophysiological characteristics as Forastero? *Botanical Sciences* **94**:
623 563-574. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.552>

624 Tounekti T, Mahdhi M, Al-Turki TA, Khemira H. 2018. Water relations and photo-protection
625 mechanisms during drought stress in four coffee (*Coffea arabica*) cultivars from
626 southwestern Saudi Arabia. *South African Journal of Botany* **117**: 17-25. DOI:
627 <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.04.022>

628 Uribe A, Méndez H, Mantilla J. 2000. Efecto de niveles de nitrógeno, fósforo y potasio en la
629 producción de cacao en Colombia. *Informaciones Agronómicas* **41**: 1-4.
630 http://cadenacacaoca.info/CDOC-Deployment/documentos/19_Fertilizacion_del_cacao.pdf
631 (acceso Febrero 11, 2021)

632 Voora V, Bermúdez S, Larrea C. 2019. *Global Market Report: Cocoa* (p. 13). International
633 Institute for Sustainable Development. <https://www.jstor.org/stable/pdf/resrep22025.pdf>
634 (acceso Agosto 13, 2020)

635 Wickramasuriya AM, Dunwell JM. 2018. Cacao biotechnology: current status and future
636 prospects. *Plant Biotechnology Journal* **16**: 4-17. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbi.12848>
637
638
639

640

641

642

643

644

645

646 **Tablas:**

647 **Tabla 1. Clones comerciales de cacao empleados en este estudio.**

648

Clon (Nomenclatura)	Identidad	Grupo Genético	Origen	Características	Referencia
EET8	Estación experimental tropical	Trinitario	Ecuador	Alto índice de grano y mazorca, susceptible a monilia	(Perea Villamil <i>et al.</i> 2017)
ICS60	Imperial College Selection	Híbrido Trinitario x criollo	Trinidad, Nicaragua, and Venezuela	Alto índice de grano y mazorca, resistencia media a moniliasis y escoba de bruja	(Bekele <i>et al.</i> 2006, García Lozano 2014, Johnson <i>et al.</i> 2009, Perea Villamil <i>et al.</i> 2017)
TSH565	Trinidad Selection Hybrid	Híbrido ICS1 x SCA 6	Trinidad	Alta producción y resistencia a moniliasis	(Johnson <i>et al.</i> 2009, Perea Villamil <i>et al.</i> 2017)
FEAR5	Fedecacao Araucita 5 RC ICA 4179	Híbrido trinitario	Araucita (Arauca, Colombia)	Alta calidad y rendimiento	(Perea Villamil <i>et al.</i> 2017)
CCN51	Colección Castro Naranjal	Híbrido trinitario - Amazónico	Ecuador	Alta Productividad, fructificación temprana, resistente a enfermedades	(Boza <i>et al.</i> 2014, García Lozano 2014; Jaimez <i>et al.</i> 2022, Perea Villamil <i>et al.</i> 2017)

649

650 **Tabla 2.** Parámetros derivados de las curvas de respuesta fotosintética a la luz de los tres clones
651 de *T. cacao* evaluados. A_{max} = Tasa fotosintética a saturación por luz, PCL= punto de
652 compensación lumínico, PSL = punto de saturación por luz, Φ = eficiencia cuántica, RD = tasa de
653 respiración, SCE = suma de los cuadrados de los errores y R^2 = el coeficiente de determinación.
654 Para los clones EET8, FEAR 5, ICS60 y TSH565 cada valor representa la media (\pm E.E) de 8
655 plantas (n = 8); mientras que para CCN51 cada valor representa la media (\pm E.E) de 6 plantas (n
656 = 6). Letras distintas junto a los valores indican diferencias significativas según la prueba LSD
657 ($P \leq 0.05$).

658

Parámetro	Unidades	EET8	CCN51	FEAR 5	ICS60	TSH565
A_{max}	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	2.93 \pm 0.33 a	3.31 \pm 0.38 a	3.23 \pm 0.31 a	2.98 \pm 0.33 a	3.32 \pm 0.33 a
PCL	$\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$	18.2 \pm 4.91 b	36.3 \pm 5.67 a	25.8 \pm 4.63 ab	26.4 \pm 4.91 ab	15.6 \pm 4.91 b
PSL	$\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$	262 \pm 43.4 ab	380 \pm 50.1 ab	276 \pm 40.93 ab	234 \pm 43.41 b	228 \pm 43.41 b
Φ	$\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol foton}^{-1}$	0.065 \pm 0.008 a	0.041 \pm 0.009 c	0.060 \pm 0.008 bc	0.066 \pm 0.008 bc	0.070 \pm 0.008 ab
RD	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	-0.26 \pm 0.17 a	-0.66 \pm 0.19 ab	-0.77 \pm 0.16 b	-0.17 \pm 0.17 a	-0.66 \pm 0.17 ab
SCE		0.23	0.61	0.27	0.28	0.64
R^2		0.98	0.96	0.98	0.98	0.95

659

660

661 **Tabla 3.** Parámetros de fluorescencia de la clorofila a. F_v/F_m = Eficiencia cuántica máxima del
662 PSII, Φ_{PSII} = rendimiento cuántico efectivo del PSII, TTE = tasa de transferencia de electrones,
663 qP = "Quenching" fotoquímico y NPQ = "Quenching" no fotoquímico de cinco clones de *T. cacao*
664 comercializados en Colombia. Para los clones EET8, FEAR 5, ICS60 y TSH565 cada valor
665 representa la media (\pm E.E) de 10 plantas (n = 10); mientras que para CCN51 cada valor
666 representa la media (\pm E.E) de 7 plantas (n = 7). Letras distintas junto a los valores indican
667 diferencias significativas según la prueba LSD ($P \leq 0.05$).

668

Parámetro	Unidades	EET8	CCN51	FEAR 5	ICS60	TSH565
F_v/F_m	-	0.754 ± 0.008 ab	0.749 ± 0.009 ab	0.751 ± 0.008 ab	0.734 ± 0.008b	0.757 ± 0.008 a
ΦPSII	μmol e ⁻ μmol foton ⁻¹	0.502 ± 0.003 b	0.491 ± 0.008 b	0.506 ± 0.006 ab	0.522 ± 0.006 a	0.523 ± 0.006 a
TTE	μmol e ⁻ m ⁻² s ⁻¹	26.2 ± 0.35 b	25.8 ± 0.41b	26.5 ± 0.35 ab	27.3 ± 0.35 a	27.4 ± 0.35 a
qP	-	0.818 ± 0.010 b	0.824 ± 0.013 ab	0.849 ± 0.010 a	0.811 ± 0.010 b	0.834 ± 0.010 ab
NPQ	-	0.242 ± 0.028 c	0.492 ± 0.033 a	0.310 ± 0.028 bc	0.329 ± 0.028 b	0.421 ± 0.028 a

669

670

671 **Leyenda de Figuras**

672

673 **Figura 1.** Condiciones micro-climáticas durante el periodo de mediciones. **A)** Temperatura: se
674 denotan valores máximos y mínimos, promedio (X) y mediana (línea en las cajas); **B)** Déficit de
675 presión de vapor; **C)** Humedad relativa: se presenta valor máximo (*), mínimo (-.-) y promedio
676 (circulo vacío); **D)** Variación de la Densidad de flujo fotónico (DFF) promedio en función de las
677 horas del día y **E)** Variación de la DFF promedio durante el período de evaluación de las plantas.

678

679 **Figura 2.** Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A/DFF). En las gráficas las líneas se
680 ajustaron usando el modelo de base exponencial. Los puntos representan la media de 8 individuos
681 excepto para CCN51 en el que representan una media de seis individuos.

682

683

684

685

686

687

688

689

690

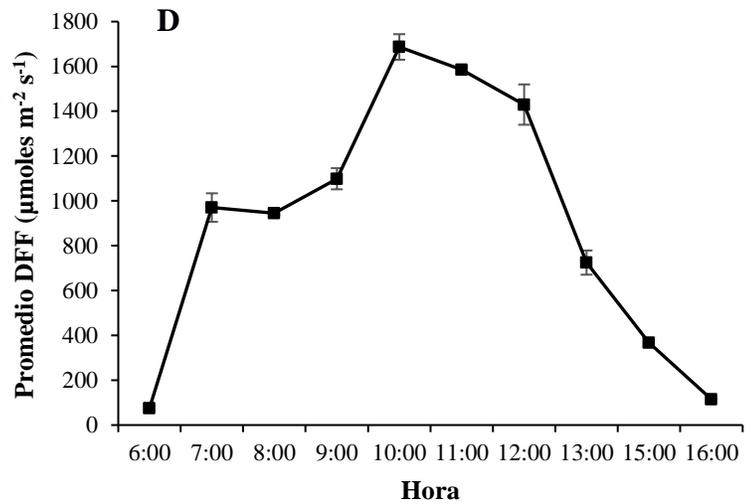
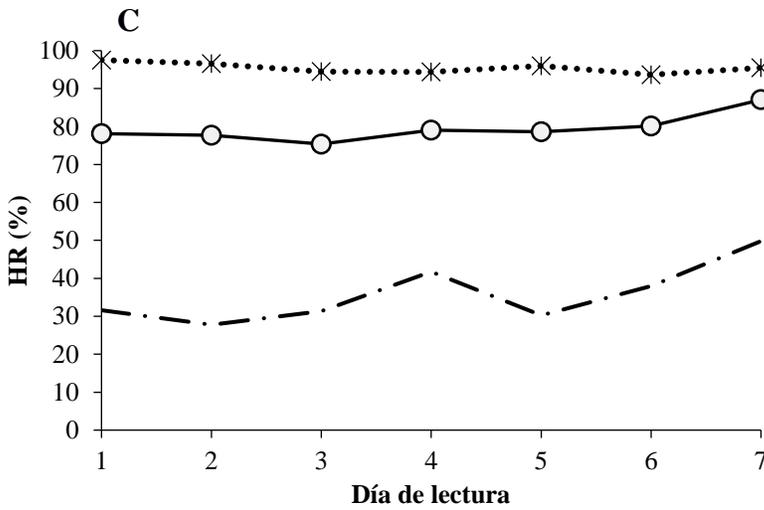
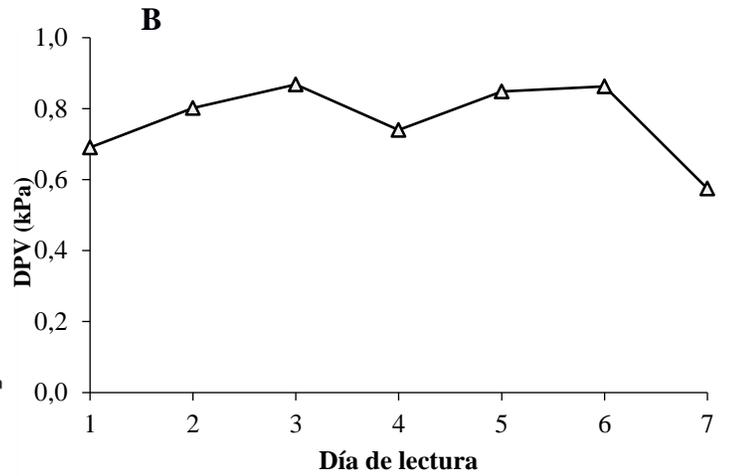
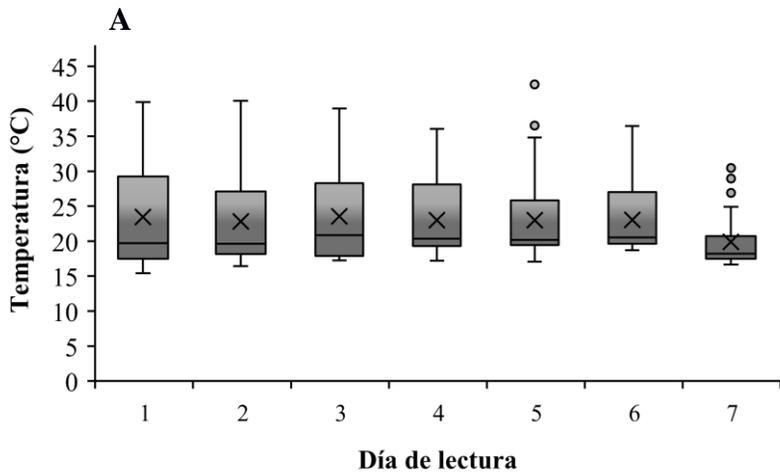
691

692

693

694

695



•••*••• Humedad relativa máxima —○— Humedad relativa promedio (%)
— · · — Humedad relativa mínima

